*Vestnik zoologii*, **33**(6): 3–16, 1999


УДК 595.752.2

# ПОЛИМОРФИЗМ ТЛЕЙ (HOMOPTERA, APHIDINEA) В СВЕТЕ ИХ ЭВОЛЮЦИИ

**В. А. Мамонтова**

*Институт зоологии НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев-30, ГСП, 01601 Украина*

Получено 26 октября 1998

**Полиморфизм тлей (Homoptera, Aphidinea) в свете их эволюции. Мамонтова В. А.** — Клональный полиморфизм тлей уникален. Он характерен как для имаго, так и для личинок, связан с их жизненным циклом — гетерогонией и гетерецией и проявляется в 2 аспектах: в числе морф и в степени морфологического различия между ними. До недавнего времени считалось, что, как правило, у немигрирующих видов тлей 5–7, у мигрирующих — 8–9 морф в жизненном цикле. На самом деле их значительно больше. При этом соответственно усилению эволюционной продвинутости таксонов увеличивается и число морф, а также морфологические различия между ними. В некоторых наиболее эволюционно продвинутых семействах, в результате биологического прогресса в направлении ценогенеза, появились особые личиночные морфы, для выполнения особых функций: летнего диапаузирования ("диморфы"), перезимовывания (особенно у неполноциклых видов) и защиты колоний от врагов ("солдаты"). Наличие последних свидетельствует о проявлении у тлей зачаточной социальности и достижения некоторыми семействами высокого уровня биологического прогресса. Близкородственную сем. Lachnidae группу птерокомматин следует выделить из семейства Aphididae в самостоятельное сем. Pterocommatidae, что почти полностью соответствует последней системе Мордвилко (1948), только таксоны подняты на ранг выше.

Ключевые слова: Aphidinea, Lachnidae, Pterocommatidae, эволюция, полиморфизм, морфа, жизненный цикл.

**Polymorphism of the Aphids (Homoptera, Aphidinea) in an Evolutionary Aspect. Mamontova V. A.** — Clonal polymophism of the aphides is unique. It is of character both for imago and larvae connected with their life-cycle — a heterogony and heterecies appearing in the two aspects: among the morphes and in a rank of the morphological differencics between them. Not long ago it was taken into account that as a rule the aphis species which are not migratory have 5–7 morphes whereas the migratory species have 8–9 ones. Really there are much more morphes. Together with this fact there is an increase in the number of morphes and also the morphological differencies between them accordingly to the intensification of evolutionary advancement of taxons. In some of the most evolutionary advanced families as a result of biological progress in the direction of cenogenesis the specific larval morphes appeared in order to carry out some special functions such as: summer diapausation ("dimophes"), hibernation (especially in the species with incomplete cycles) and protection of colonies from the enemies ("soldiers"). Precence of the latter is an evidence of the appearance among the aphides a rudimentary sociality and reaching the high level of the biological progress by some families. The related to the family Lachnidae group of Pterocommatinae must be separated from the family Aphididae to the independent family Pterocommatidae what is almost coordinated with the system of Mordvilko (1948).

Key words: Aphidinea, Lachnidae, Pterocommatidae, evolution, polymorphism, morph, lyfe-cycle.

Полиморфизм характерен для многих видов животных, чаще всего в качестве полового диморфизма, что было свойственно и для предков тлей: "В начале у тлей существовало несколько двуполых генераций" (Mordvilko, 1934, p. 45); это отмечено позднее и другими авторами: "Предками тлей, безусловно были крылатые, амфигонные, яйцекладущие насекомые" (Hille Ris Lambers, 1966, p. 48). В процессе эволюции в сторону биологического прогресса число морф в клонах тлей постепенно неизменно увеличивалось, и в настоящее время клональный

полиморфизм тлей явление уникальное. Он характерен как для имаго, так и для личинок (рис. 1) и проявляется в 2 аспектах: в числе морф и в степени морфологических различий между ними. Полиморфизм тлей связан с их очень сложным жизненным циклом, а именно — с чередованием партеногенетических и обоеполых генераций (гетерогония), а также у ряда видов — с миграцией (гетерецией). В клонах настоящих тлей (Aphidoidea) в течение сезона развивается, в зависимости от условий среды, до 20 и более поколений. Среди них, как принято было до сих пор считать (Мордвилко, 1934), у немигрирующих видов 5—7, у мигрирующих 8—9 морф. При этом последние большей частью настолько морфологически различны, что в давние времена (а иногда и теперь, о чем будет сказано ниже) их описывали как отдельные виды. Морфологическая характеристика морф, а также факторы, детерминирующие их появление в клонах тлей в течение сезона (как, например, воздействие температуры и фотопериода на развитие обоеполого поколения), подробно освещены в статьях Hille Ris Lambers (1966), Miyazaki (1987) и Н. Н. Ерлыковой (1999), где приводится и обширная соответствующая литература. Поэтому в настоящей статье эти вопросы не обсуждаются.

Морфы немигрирующих видов — это основательницы, выходящие весной из яиц, затем их потомство — бескрылые и крылатые (расселительницы) девственницы (во многих поколениях), полоноски (sexupare), если они рождают и самцов и амфигонных самок, или ginopare и andropare, отрождающие, соответст-

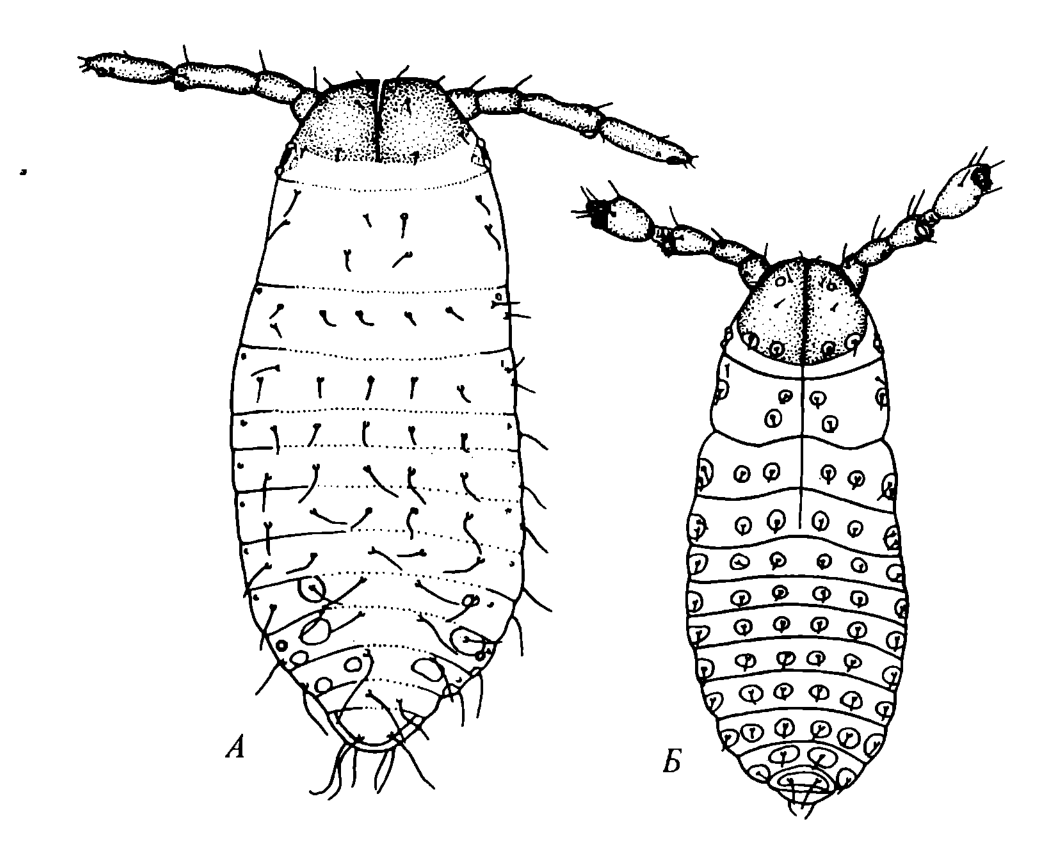



Рис. 1. Личинки 1-го возраста *Mimeuria ulmiphila* (по Krzywiec, 1962): *А* — мигранта; *Б* — переселенца с корней вяза.

Fig. 1. Larvae of the first instar of *Mimeuria ulmiphila* (по Krzywiec, 1962): *A* — migrant; *B* — exules from the elm roots.

венно, только амфигонных самок или только самцов. Основательницы, как правило, бескрылые (кроме некоторых Drepanosiphidae и Greenideidae), а самцы бывают крылатыми и бескрылыми, у некоторых видов развиваются и те и другие (диморфизм самцов). Все поколения, кроме амфигонных самок, живородящи. Амфигонные самки после спаривания откладывают зимующие яйца. В тропиках и в условиях закрытого грунта обоеполое поколение выпадает; тли развиваются только партеногенетически.

Переход тлей в процессе эволюции к миграции способствовал увеличению числа морф в жизненном цикле тлей, на что указывал еще Мордвилко (1934), а сами миграции осуществлялись под давлением среды: тли вынуждены были переходить летом на новые кормовые растения, в связи с ухудшением условий питания на деревьях и кустарниках (Шапошников, 1956, 1967). Поэтому миграции осуществляются путем перелета тлей с древесных на травянистые растения. На первичном хозяине развивается новая морфа — крылатые мигранты, а на вторичном — бескрылые переселенцы, крылатые расселительницы, а осенью — полоноски: sexupare, перелетающие на первичного хозяина, или ginopare и andropare, причем в этом случае последние тут же рождают обязательно крылатых самцов, которые вместе с ginopare перелетают на первичного хозяина. Здесь рождаются амфигонные самки и происходит спаривание и откладка яиц. Морф образуется уже 8 или, если полоноски двух типов, — 9.

В условиях мягкого климата на вторичном хозяине могут перезимовывать личинки бескрылых девственниц, которые весной развиваются в так называемых "ложнооснователъниц", иногда очень сходных с основательницами на первичном хозяине, о чем будет сказано ниже.

Чем дальше эволюционно продвинута группа тлей, тем значительнее и различия между морфами. И прежде всего это касается галообразователей, например, семейства Pemphigidae. Они отличаются наиболее резко выраженной внутривидовой (клональной) полиморфностью, причем наибольшей изменчивости подвергается первое поколение — основательницы. В связи со сложностью производимых ими галлов, особенно закрытых, они в той или иной степени и сами продвинуты в направлении "паразитической специализации" (термин Шапошникова, 1976). Автор отмечает 3 формы существенных морфологических преобразований, которыми сопровождается этот процесс: прогрессивным развитием слюнных желез, выделяющих ферменты, индуцирующие галлогенез, и кожных желез, выделяющих пушок, препятствующий смачиванию тлей собственными экскрементами; регрессом органов движения, чувств и защиты; сохранением тех анцестральных примитивных признаков, которые у малоспециализированных тлей получили прогрессивное развитие, например, примитивной кубитальной жилки. Основательницы в галлах отличаются от всех других генераций также почти шаровидной формой тела и большими размерами, видимо, в связи с тем, что они наиболее плодовиты. Например, в огромных шаровидных галлах *Eriosoma lanuginosum* Hart. (рис. 2) иногда насчитывается до 2 тыс. крылатых мигрантов — потомков одной основательницы. В связи с резко выраженной специализацией основательниц — приспособлением к специфическим условиям жизни в галлах, они не могут переходить на другие растения (Мордвилко, 1925) и виды переходят к закономерной миграции и двудомности. Все последующие морфы этих видов менее специализированы и меньше различаются между собой и у близких видов.

Бескрылые девственницы на вторичном хозяине также могут отличаться настолько значительно от таковых на первичном хозяине, что они часто описывались как различные виды. Подобное происходит и в настоящее время, чем бесконечно множатся синонимы, а в видовой принадлежности тлей чрезвычайно трудно разобраться. Это связано еще и с тем, что на самом деле морф у тлей,



Рис. 2. Галл *Eriosoma lanuginosum*.

Fig. 2. Gall of *Eriosoma lanuginosum*.

особенно у групп, далеко эволюционно продвинутых, гораздо больше, чем было принято считать до сих пор, чему и посвящена настоящая статья.

При изучении миграций крушинной тли (*Aphis nasturtii* Koch) было обнаружено (Мамонтова, 1953), что как на первичном хозяине — слабительной крушине (*Rhamnus cathartica* L.) в случае факультативной миграции вида*, так и на вторичных кормовых растениях, например картофеле, у летних поколений бескрылых партеногенетических девственниц число маргинальных бугорков на брюшке в мае, июне, августе и сентябре последовательно сокращалось с 5 или 6 пар в конце мая до всегда постоянных в роде *Aphis* L. двух пар только на 1-м и 7-м сегментах брюшка. При этом изменяются и другие морфологические признаки. С трофическим фактором это не связано, поскольку наблюдается как на первичном хозяине — крушине, так и на вторичных — картофеле и др. Следовательно, сезонная смена морфологических признаков обусловлена у этих тлей "гетерогенностью среды и отражает приспособительную дифференциацию генетической структуры популяции" (Биологический энциклопедический словарь, 1986), что характерно для полиморфизма.

Таким образом, в весенне-летний период может развиваться не одна морфа бескрылых девственниц (иногда во многих поколениях), а и несколько добавочных морф, морфологически отличных от уже известных ранее.

Интересно, что крушинная тля с основного хозяина — крушины и ее переселенцы с промежуточных (картофель, томаты, гречиха, тыква, собачья рожа, недотрога, петуния, подорожник и др.) по существующим определительным таблицам тлей рода *Aphis* (Мордвилко, 1948; Шапошников, 1964; Давлетшина, 1964) соответствуют: первая — тезису, да и то только весенние и раннелетние поколения, а переселенцы — антитезизу, так как в основание этих таблиц положен такой признак, как количество маргинальных бугорков на сегментах брюшка бескрылых девственниц (на 1-м–5-м и 7-м — тезис; на 1-м и 7-м — антитезис). В антитезисе крушинная тля не обозначена, и поэтому определить переселенцев, попадающих в антитезу, по существующим таблицам невозможно. Тем более, что они и другими признаками резко отличаются: мелкие, желтые, а не зеленые, более крупные и т. д.

Аналогичную картину наблюдал В. В. Журавлев, изучая сезонную изменчивость комплекса спирейных тлей и особенно подробно и тщательно у киевской популяции описанного им нового вида *Aphis ucrainensis* Zhuravlev. У поколений

---

* На молодых растениях и на прикорневой поросли слабительной крушины тли могут развиваться в течении всего сезона.

бескрылых девственниц этого вида закономерно уменьшается по сезонам от весны к осени длина трубочек (отношение длины трубочек к длине хвостика), увеличиваются показатели отношения длины шпица к длине основания 6-го членика усиков, исчезают вторичные ринарии на 3-м членике усиков, последовательно уменьшаются размеры тела, а также сокращается площадь склеротизации кутикулы (интересно, что число маргинальных бугорков остается неизменным).

Хилле Рис Ламберс (Hille Ris Lambers, 1966) отмечает появление особых карликовых форм с пятичлениковыми усиками, вместо шестичлениковых, в третьей и позднейших генерациях тлей рода *Aphis* L. В конце лета нередко появление среди зеленых колоний крапивной тли *Aphis urticata* Gmel. мелкой желтой с пятичлениковыми усиками морфы, которая была даже описана как новый вид, под названием *A. stanilandi* Laing, отнесенная затем в синоним *A. urticata* Gmel. Эти морфы появляются, видимо, в связи с ухудшением на кормовых растениях условий питания в конце лета.

Оказывается, что, по крайней мере, у видов рода *Aphis* морф значительно больше, чем принято считать. Больше их и у видов в некоторых других таксонах родового и надродового ранга, поскольку интересная добавочная морфа обнаружена в семействе Chaitophoridae, у *Periphyllus minutus* Shap. (Мамонтова, 1955). Возможно она развивается в связи с тем, что тли этого вида меняют в течение лета место обитания на кормовом растении — татарском клене (*Acer tataricum* L.), — со стеблей переходят на листья. При этом стеблевая форма настолько резко отличается от листовой, что, не зная особенностей жизненного цикла вида, легко эти различные морфы принять за различные виды.

С весны и до конца июня–начала июля развитие происходит на концах молодых побегов клена: это основательница и ее потомство — несколько поколений бескрылых девственниц. Они крупные (длиной 2,5–3 мм), блестяще-бурые, благодаря сильно склеротизированным широким срединным **поперечным** полосам и крупным маргинальным пятнам на боках тела; и, что очень характерно для этих морф, с волосками 2 типов: четырьмя продольными рядами длинных толстых бурых на тергитах и со множеством обычных, светлых более коротких волосков между ними. Усики с большим числом вторичных ринарий. Всеми этими признаками тли очень похожи на крылатых и являются так называемыми крылатообразными бескрылыми (здесь морфа striatus).

В середине июня–июле тли переходят на листья, и на нижней их поверхности развиваются другие бескрылые девственницы — мелкие (длиной до 2,5 мм), желтые с бурой **продольной** полоской на спинной поверхности, с короткими волосками, которые из поколения в поколение светлеют. Кутикула склеротизирована слабее. Налицо, видимо, так называемая субгетереция — смена мест обитания на одном растении, переход с листьев на корни или как, в данном случае, — со стеблей на листья. Эта листовая морфа и была описана Г. Х. Шапошниковым (1952), хотя она менее характерна в жизненном цикле этого вида, чем стеблевая — striatus. Кроме того, для вида характерен диморфизм самцов: развиваются как бескрылые, так и крылатые формы*. Морф у этого немигрирующего вида, таким образом, 8, а не 6–7.

На Дальнем Востоке Н. Ф. Пащенко (1987,1988) также выявила у тлей рода *Periphyllus* добавочное число морф. Всего их у различных видов от 7 (у *P. tegmentosus* Pasht.) до 14 (у *P. kuwanaii* Takahi.) в зависимости от особенностей биологии. Н. Ф. Пащенко в число морф включает также яйцо, диморфу и перелиняв-

---

* Диморфизм самцов иногда наблюдается и у хайтофоров. Возможно, что это, наоборот, примитивный признак. Крылатые самцы появляются у немигрирующих видов как рудименты.

шую диморфу. На самом деле яйцо — это эмбрион морфы основательницы, а диморфа — личинка перелинявшей диморфы.

Крылатообразные бескрылые девственницы иного строения, наряду с нормальными бескрылыми, обнаружены и у трамин (сем. Lachnidae); там они тоже наиболее характерны в жизненном цикле. Бескрылые встречаются редко, хотя причина этого в ином — в общей примитивности семейства.

Наличие добавочных морф, наряду с уже известными, возможно и в жизненных циклах других семейств тлей, что, однако, в надсемействе настоящих тлей еще слабо изучено. Поэтому не следует спешить с описанием новых видов без предварительного тщательного изучения их очень сложных жизненных циклов. Особенно, как это нередко бывает, по одному найденному экземпляру, который чем-то отличается от других близких видов. Он может оказаться особью иной морфы уже известного вида, чему не счесть примеров из фаунистических афидологических исследований. Такое было еще допустимо и понятно на заре развития афидологии, во времена И. Кальтенбаха (Kaltenbach, 1843) и В. Коха (Koch, 1857), когда шло накопление фаунистического материала. В настоящее время это уже почти пройденный этап. Идет ревизия таксонов родового ранга, которая невозможна без изучения жизненных циклов тлей, их полиморфизма. Без этого непрерывно множилась и, к сожалению, до сих пор множится синонимика мировой фауны тлей. Например, в 1976 г. у *Aphis fabae* Scop. насчитывалось 33 синонима, у *Aphis gossypii* Glov. — 41; у *Aulacorthum solani* Kalt. — 38; у *Brachycaudus helichrysi* Kalt. — 48; у *Acyrthosiphum pisum* Harris — 18, и т. д. (Eastop, Hille Ris Lambers, 1976).

На примере *P. minutus* видно, как легко такое могло произойти и с этим видом, чего однако не случилось, благодаря хорошо изученному жизненному циклу вида, в течение всего сезона его развития. Выяснилось, что в течение лета появляются 2 сменяющие одна другую морфы бескрылых девственниц. Следовательно, это характерно не только для мигрирующих видов, но встречается также и у немигрирующих.

Высказанное выше предостережение важно еще и потому, что многие признаки тлей, особенно из эволюционно молодых групп, подвержены индивидуальной изменчивости, что проявляется среди близкородственных особей одной колонии. По наблюдениям В. В. Журавлева, наиболее устойчивыми признаками таволговых тлей (у *Aphis ucrainensis* Zhuravlev и *A. spiraephaga* Müll.) являются количество маргинальных бугорков на брюшке (в отличие от крушинной тли) и отношение длины последнего членика хоботка к длине второго членика задней лапки. Последнее объяснимо тем, что хоботок и лапки ног тлей обычно стойко адаптируются к субстрату, на котором тли сосут, что еще в начале века подробно рассмотрел А. К. Мордвилко (1901).

Между тем, такие признаки таволговых тлей, как число волосков на хвостике (что в других группах тлей более или менее постоянно) или отношение длины шпица к длине основания 6-го членика усиков и многие другие подвержены сильной индивидуальной изменчивости: они различаются, иногда в широких пределах в сестринской группе одной колонии, что также необходимо учитывать при описании новых видов тлей. Здесь следует использовать большие серии, что у тлей, в отличие от многих других насекомых, облегчено наличием больших колоний. А на деле, часто именно с описания новых видов, иногда по одному найденному экземпляру вступают в науку начинающие афидологи.

Уже на примере тлей рода *Aphis* видно, что наибольшее число морф насчитывается у видов, которые наиболее эволюционно продвинуты. В группах морфологически примитивных, с наибольшим числом плезиоморфий, и морф значительно меньше. Следует при этом учитывать, что древность, архаичность семейства тлей не обязательно сопровождается его морфологической примитивно-

стью. Бывает и наоборот, что демонстрируют, например, представители надсемейства Phyloxeroidea и особенно — семейства хермесовых. По всей видимости, это наиболее древняя из ныне существующих группа тлей, причем единственная, у которой все партеногенетические самки яйцекладущие, что для тлей примитивно. Происхождение семейства восходит, возможно, к раннему мелу, поскольку оно трофически связано исключительно с хвойными. Даже миграции видов семейства осуществляются с ели (*Picea* spp.) на другие хвойные. Следовательно, завершение эволюции процесса миграции хермесов произошло в конце раннего мела, когда появились уже современные хвойные, однако, до появления лиственных древесных пород (Мордвилко, 1934) и происходило это, видимо, в связи с меловым биоценотическим кризисом в понимании В. В. Жерихина (1978) и А. П. Расницына (1988), когда мезофитная флора сменялась кайнофитной.

Вместе с тем, это древнее реликтовое семейство, наиболее эволюционно продвинуто, причем, в свете установленных А. Н. Северцевым (1949) 4 направлений биологического прогресса*, в эволюции хермесов осуществлялся морфофизиологический регресс, или общая дегенерация, под которой подразумевается редукция многих активных органов, наряду с прогрессивным развитием органов пассивной защиты и органов размножения. Регресс компенсируется иногда также у эмбрионов и личинок ценогенезом.

У хермесов "редукции активных органов" соответствуют уменьшение размеров их тела, величины крыльев и развитие последних в сторону диптеригии, редукция жилкования, сегментов тела и, в связи с этим, числа стигм, редукция усиков и ног. Ни в одном другом семействе тлей, кроме Hormaphididae, редукция не достигает такой степени.

"Прогрессивное развитие органов пассивной защиты" осуществлено путем образования на хвойных деревьях галлов, защищающих тлей от врагов и неблагоприятных условий среды, например погодных.

Роль "прогрессивного развития органов размножения", как и у всех тлей, играет партеногенез, а у хермесов, кроме того, уникальное среди тлей многообразие и обилие морф. Г. И. Драган (1999) таких морф у кавкаского еловопихтового хермеса (*Dreyfusia nordmanniana* Eckst.) обнаружил не менее 11 при тщательном изучении его жизненного цикла в Центральном ботаническом саду НАН Украины г. Киева. Это основательницы, мигранты, гиемосистенс ранняя и поздняя, псевдогиемосистенс, эстивосистенс, прогредиенс, полоноски (ginopare и andropare), самцы и амфигонные самки, а, кроме того, еще и ложноосновательницы. Причем у отдельных видов число морф различно.

И, наконец, "ценогенез" проявляется в длительном диапаузировании личинок в генерации поздних "гиемосистенс", даже дважды за сезон, что позволяет хермесам переживать летом неблагоприятные условия питания на деревьях. Жизненные циклы хермесов чрезвычайно сложны. У них, наряду с двухгодичным основным циклом с миграциями из галлов на елях на другие хвойные, на последних развиваются отдельные замкнутые парациклы, в свою очередь, состоящие из микроциклов и т. п. "Парацикл кавказкого елового-пихтового хермеса составляет три фенологически самостоятельных микроцикла с различным числом генераций" (Драган, 1999).

Таким образом, развитие на протяжении длительной эволюции чрезвычайно сложной биологии привело, в свою очередь, к бурному развитию у хермесов полиморфизма. Все это многообразие морф, с частым диапаузированием личинок, способствует сохранению популяций в случае наступления неблагоприятных ус-

---

* Ароморфозы, идиоадаптации, ценогенез и морфофизиологический регресс или общая дегенерация.

ловий и даже процветанию в сущности реликтовой группы тлей. Это, на мой взгляд, вполне соответствует тезису "прогрессивного развития органов размножения" в эволюции в сторону общей дегенерации по Северцову и даже шире этого понятия, поскольку своеобразно проявляется еще в паразитической специализации основательниц. Следует только в данном случае термин "органы размножения" заменить на "способ размножения", а что он вполне прогрессирует, явствует уже из того, насколько успешно свирепствуют хермесы в хвойных лесах, нередко приводя к усыханию деревьев (Дмитриев, 1987).

Далеко эволюционно продвинутые таксоны тлей отличаются не только большим числом морф в стадии имаго. В результате биологического прогресса в направлении ценогенеза у них появились особые личиночные морфы, выполняющие специальные функции: летнее диапаузирование ("диморфы"), перезимовывание (особенно у неполноциклых видов) и защита колонии от врагов ("солдаты").

"Диморфы" образуются у немигрирующих (иногда и у мигрирующих) видов, компенсируя у первых отсутствие миграций. Они наиболее характерны в роде *Periphyllus*. При ухудшении летом условий питания, на нижней, реже верхней, поверхности листьев кленов появляются плоские личинки первого возраста, двоякого типа: у *P. aceris* L., *P. minutus* Shap. они желтые с очень длинными тонкими волосками вокруг тела; у *P. testudinaceus* Fernie, *P. mamontovae* Nars., *P. tegmentosus* Pasht. и др. они зеленые или желто-зеленые, черепахообразные, с пластинчатыми волосками на голове, усиках, боках тела и на ногах (рис. 3). Все лето до осени личинки неподвижно сидят, не линяя и не питаясь, после чего развиваются в половозрелые формы, у *P. minutus* — в полоносок. Таким образом вид переживает летом неблагоприятные условия питания.

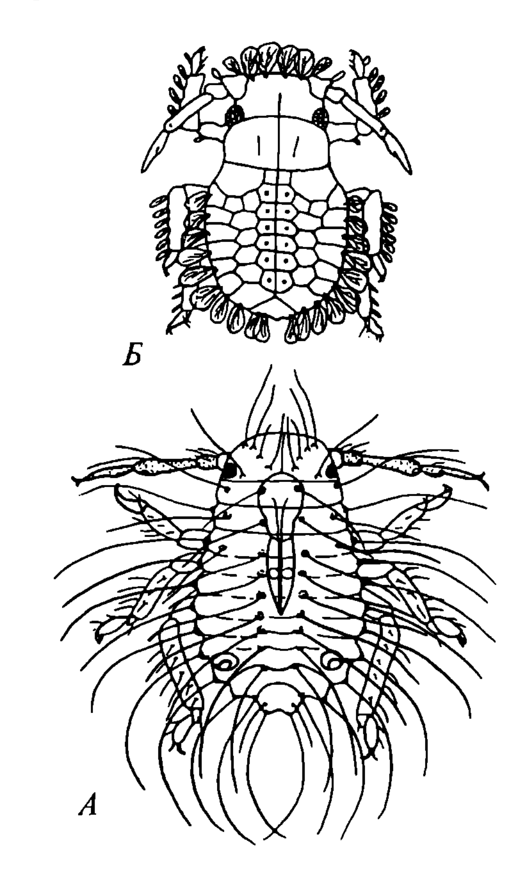



Рис. 3. Диморфы: *А — Periphyllus aceris*; *Б — P. testudinaceus*.

Fig. 3. Dimorphes: *A — Periphyllus aceris*; *Б — P. testudinaceus*.

Однако М. Миясаки приводит интересный пример диапаузирования в Японии, который "трудно увязать с недостатком питания": *Rhopalosiphoninus tiliae* (Matsum.) мигрирует с *Tilia* на *Adenocaulon* (Compositae). Диапаузирующие личинки, особого строения, отрождаются мигрантами на вторичном хозяине. Личинки сидят на листьях и корнях до осени, после чего развиваются в особые карликовые морфы с сильно пигментированным и склеротизированным тергумом. Остается неясным "какой фактор детерминирует производство таких личинок и в чем состоит преимущество диапаузирования на вторичном хозяине" (Miyazaki, 1987, p. 38).

Специализированные зимующие личиночные морфы наиболее характерны у неполноциклых видов, первичные хозяева которых исчезли с лица Земли, или отсутствуют в том или ином регионе. Такие личинки, как правило морфологически отличные от обычных, появляются осенью на вторичном хозяине, зимуют, а весной из них развиваются так называемые "ложноосновательницы", дающие начало новому клону. Благодаря наличию таких морф, оказалось возможным существование неполноциклых видов исключительно на вторичных хозяевах (все трамины и *Tuberolachnus salignus* Gmel. из семейства ляхнид, корневая свекловичная тля *Pemphigus fuscicornis* Koch и многие др.).

У 2 неполноциклых видов, живущих на мхах, *Pseudacaudella rubida* (Börn.) и *Aspidaphium cuspidati* Stroy. перезимовывают личинки 2-го возраста у первого вида и 4-го — у второго. Обе личинки отличаются от обычных сильной склеротизацией и пигментацией тергитов брюшка, а *P. rubida* еще и густым восковым налетом. Эти формы более морозоустойчивы, чем обычные морфы.

Такие же морфы образуются иногда на вторичном хозяине и у полноциклых видов паралельно с ремиграцией на первичного хозяина. Например, у *Colopha arma* Aoki, мигрирующей с *Zelkova* на *Clematis*, осенью, после ремиграции полоносок на *Zelkova*, где зимуют яйца, exules на *Clematis* производят карликовых личинок с коротким хоботком и склеротизированным телом, заползающих в щели коры, зимующих там и создающих таким образом на вторичном хозяине парацикл (Aoki, 1980). Такое же наблюдается и у других видов тлей.

Известны случаи, когда зимующие личинки морфологически ничем не отличаются от обычных. Но, поскольку они до следующей весны остаются в 1-м возрасте, такие личинки, видимо, физиологически специализированы к зимовке (Miyazaki, 1987).

В местах с мягким климатом могут зимовать и даже изредка размножаться и взрослые бескрылые девственницы.

Чрезвычайно интересные личиночные морфы "солдаты", функцией которых является защита колоний тлей от врагов, обнаружены недавно в Японии (Aoki, 1977, 1980; Miyazaki, 1987) у 15 видов 2 далеко эволюционно продвинутых семейств Hormaphididae и Pemphigidae. Эти личинки 1-го и 2-го возраста (кроме *Eriosoma moriokense* Akimoto, у которой агрессивны личинки 2-го и 3-го возрастов) нападают на хищников, при этом погибая. До взрослого состояния они не доживают. Бороться с врагами, например личинками мух сирфид, им помогает сильно склеротизированный тергум и ноги и, кроме того, утолщенные передние, а иногда средние и задние ноги, лапки с мощными коготками и пара сильно развитых рожек у переселенцев Hormaphididae* или игл у Pemphigidae. Это делает личинок похожими на скорпионов (рис. 4). У солдат отсутствуют обычные для видов этого семейства железы на тергитах, слабо развит хоботок, они более волосисты. "Солдат" и нормальных личинок отрождают одни и те же самки. Подобных морф наблюдал в роде *Oregma* Buckt. в свое время и Хилле Рис Ламберс (Hille Ris Lambers, 1966), однако, еще не зная тогда их функции.

Нападая на врагов, "солдаты" хватают и сдавливают их мощными передними и средними ногами, разрывают коготками кутикулу, протыкают тело рожками или иглами и, в конечном счете, погибают сами. У некоторых видов тлей наблюдается агрессивное поведение личинок, не обладающих таким устрашающим видом и приспособлениями. Наличие "солдат" несомненное свидетельство проявления у тлей зачаточной социальности и достижения некоторыми семействами высокого уровня биологического прогресса.

У семейств менее эволюционно продвинутых, во-первых, меньше морф в полиморфном комплексе, во-вторых, эти морфы слабее различаются между со-

* Поэтому "солдат" у гормафидид находили только на вторичном хозяине.

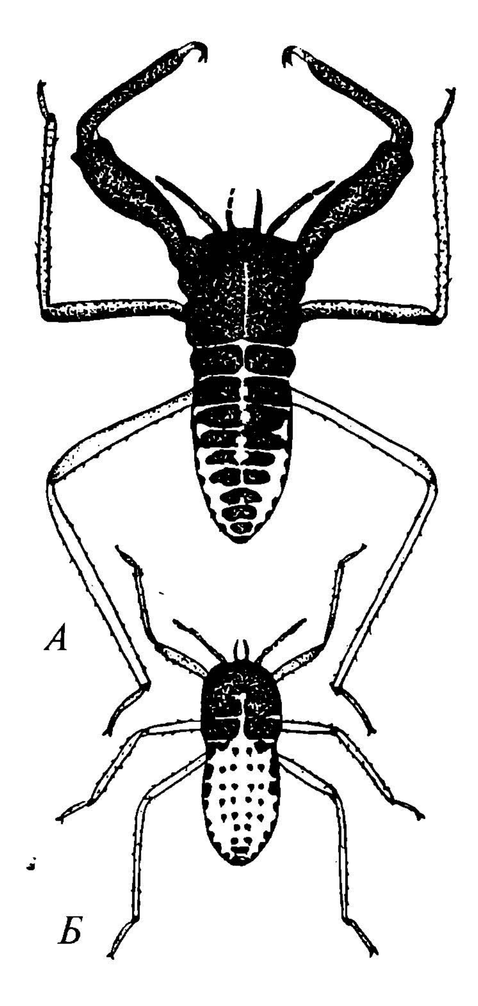



Рис. 4. Личинки *Pseudoregma alexanderi* (по Miyazaki, 1987): *А* — солдат; *Б* — нормальная личинка 1-го возраста.

Fig. 4. Larvae of *Pseudoregma alexanderi* (after Miyazaki, 1987): *A* — soldier; *B* — normal larvae of the first instar.

бой морфологически. Некоторые относительно древние представители как бы застыли на более ранних стадиях морфологических адаптаций и специализации, сохраняясь таковыми до настоящего времени. Примером может служить, во-первых, семейство Mindaridae, у видов рода *Mindarus* Koch которого, 2-я генерация крылата и уже обоепола, т. е. морф у этого рода наименьшее число среди тлей — всего 3. Во-вторых, дендрофильное немигрирующее семейство дрепаносифид (Drepanosiphidae), у представителей некоторых родов которого (*Drepanosiphum* Koch, *Eucallipterus* Schout., *Tuberculatus* Mordv., *Myzocallis* Pass. и др.) все морфы, кроме амфигонных самок, еще примитивно первично-крылатые (первоначально все тли были крылатыми). В роде еще не обособилась обычная для других тлей морфа бескрылой девственницы. В связи с этим, морф в полиморфном комплексе тлей этих родов всего 5. В-третьих, также дендрофильное ориентальное семейство Greenideidae, у видов которого основательницы, яйцекладущие самки и самцы всегда крылаты и структурно очень схожи, а бескрылые девственницы часто крылатообразны.

У филогенетически близкого семейству Drepanosiphidae, также немигрирующего семейства Chaitophoridae, в роде *Chaitophorus* Koch шесть обычных морф. Все поколения бескрылых девственниц, развивающиеся в течение лета до осени, различаются (причем довольно слабо) лишь в рамках индивидуальной изменчивости. Виды рода *Chaitophorus* живут на тополях и ивах. Происхождение рода *Periphyllus*, по Мордвилко (1934), связано с переходом его предковых форм с более древних ивовых на более молодые растения клены (*Acer* spp.), что сопровождалось значительным биологическим прогрессом в направлении ароморфоза. Увеличилось число морф с 6 у *P. mandshuricus* Pasht. и 8 у *P. minutus* Shap. до 14 у *P. kuwanaii* Takahi. Кроме того, благодаря эволюции и в направлении ценогенеза, появились диапаузирующие личинки “диморфы”.

Наиболее примитивным строением тела отличаются тли семейства ляхнид (Lachnidae). Строение лапок многих цинарин свидетельствует о том, что у них сохранились даже некоторые архаичные патрестические (признаки древних предков) черты строения, подобно сохранению откладки яиц вместо живорождения у хермесов. Еще один признак примитивности ляхнид — это слабо выраженный полиморфизм, что проявляется не столько в числе морф (их 6–7), сколько в самом слабом среди всех тлей морфологическом разграничении этих морф: особи различных морф жизненного цикла морфологически очень схожи; например основательницы, которые в других семействах тлей наиболее резко

отличаются от своего потомства, у ляхнид почти от него не отличимы. Очень похожи на крылатых и бескрылые девственницы: наличием эпикраниального шва на голове, сильной склеротизацией грудных сегментов тела, развитием у них фасеток глаз и т. д. Слабой является и разница в размерах тела (у форм эволюционно продвинутых, со сложным жизненным циклом, эти различия значительны). Иными словами, если в других семействах настоящих тлей (Aphidoidea) крылатообразные бескрылые как форма переходная к настоящим бескрылым, в некотором роде реликтовая, появляется в виде исключения (как рудимент), то у ляхнид это — правило. Фактически все бескрылые ляхниды в той или иной степени являются еще крылатообразными. Исключение наблюдается только в более продвинутом подсемействе трамин (Traminae), где изредка уже появляется морфа настоящих бескрылых девственниц (без эпикраниального шва на голове, посегментной склеротизации и пр.). Эволюционная продвинутость, таким образом, и здесь сопровождается дальнейшим, хотя и слабым еще, развитием полиморфизма.

Как уже сообщалось ранее (Мамонтова, 1972, 1980) происхождение семейства ляхнид восходит, вероятно, к началу мела*, а к концу раннего мела сформировались и все 3 подсемейства. Это, скорее всего, связано с меловым биоценотическим кризисом в понимании Жерихина (1978) и Расницына (1988), послужившего мощным преобразовательным толчком к смене древней (мезофитной) флоры на новую (кайнофитную), через "конкурентное вытеснение характерных для мезофита голосеменных растений покрытосеменными, к которым присоединяются также молодые группы хвойных" (Расницын, 1988). Поскольку ляхниды, как в прошлом, так и в настоящем трофически связаны с хвойными, этот процесс не мог не отразиться на их предках самым непосредственным образом. Вследствие вымирания их кормовых растений, сохранились лишь те формы древнейших ляхнид, которые смогли перейти на новые растения и приспособиться к ним.

Таким образом, с появлением современных хвойных и большинства родов лиственных (*Quercus, Fagus, Betula* и др.), от предковой группы ляхнид, живущей на древних хвойных, обособились 2 ветви: подсемейство Cinarinae на новых хвойных и подсемейство Lachninae на лиственных (кроме ивы). С подсемейством ляхнин связано и происхождение подсемейства Traminae. В настоящее время трамины живут неполноцикло на корнях вторичных хозяев — сложноцветных, их первичный хозяин неизвестен. Несомненно, что эта группа претерпела наибольшие в семействе преобразования в сторону эволюционной продвинутости, во-первых, в связи с миграцией (в прошлом), а во-вторых, в связи с переходом к жизни в почве на корнях растений. Образование всех 3 подсемейств связано с резким скачкообразным переходом предковых форм в новые адаптивные зоны, т. е. с освоением новых кормовых растений, что по Северцову (1949) связано с ароморфозом, а по Симпсону (Simpson, 1961) с квантовой эволюцией. Это имело особое значение как первый и главный шаг в образовании таксонов высшего ранга. Дальнейшее развитие ляхнид осуществлялось путем адаптивной радиации или (по Симпсону) филетической эволюции в одной адаптивной зоне. При этом, в строении тлей 3 подсемейств появились немногие, но, по-видимому, очень важные приспособления, благодаря которым они, несмотря на общую примитивность организации, сохранились до настоящего времени.

Ляхниды своей первичной примитивностью обособлены в системе тлей. Однако филогенетически с ними тесно связана группа птерокомматин, о чем

---

* Ископаемые остатки ляхнид пока известны только в отложениях третичного времени — миоцена (Heie, Friedrich, 1971 (*Longistigma caryae* Harris); Wengierek, Mamontova, 1993 (род *Stomaphis*).

свидетельствует сходство плезиоморфий, не говоря об одинаковом образе жизни на коре или под корой деревьев, с муравьями и отсутствии миграций (за исключением трамин). Родственные признаки очень характерны: общий вид, форма и размеры тела, одинаковый густой волосяной покров; склеротизация кутикулы; наличие у птерокомматин эпикраниального шва в разной степени редукции у отдельных представителей; строение короткого с широким основанием и коротким шпицом 6-го членика усиков; примитивной формой одинаковых еще не дифференцированных волосков на его конце; сохранение у вида *Stauroceras chaitosiphon* С. В. и у некоторых *Pterocomma* волосков на трубочках; короткий, широкий хвостик; 1-й членик лапок задних ног иногда с 5 волосками; сходна хетотаксия личинок 1-го возраста — признак особо важный. В то же время птерокомматины, по сравнению с ляхнидами, уже значительно эволюционно продвинуты, причем в различных родах это проявляется в различной степени, т. е. в каждом из родов сочетание плезио- и апоморфных признаков различно: это постепенная редукция у ряда видов эпикраниального шва на голове, удлинение и утоньшение шпица шестого членика усиков и уменьшение числа волосков на нем, появление маргинальных и плевральных бугорков, удлинение трубочек, исчезновение на них волосков. Наряду с эволюционной продвинутостью признаков, у птерокомматин усиливается полиморфизм в генерациях жизненного цикла. Например, полоноски *S. chaitosiphon*, по сравнению с таковыми у ляхнид, уже значительно отличаются от летних бескрылых девственниц вида склеротизацией кутикулы (отдельными склеритами под волосками, а не полосами), более короткими волосками на 3-м членике усиков, более короткими трубочками и пр. (Журавлев, в печати). Таким образом и этот пример подтверждает высказанный ранее тезис: с увеличением эволюционной продвинутости тлей возрастает полиморфность и морфологические различия между морфами.

Интересно место птерокомматин в системе тлей. Благодаря наличию вышеперечисленных апоморфных признаков, группа в настоящее время в ранге подсемейства помещена в самое молодое эволюционно продвинутое семейство Aphididae, для чего, на мой взгляд, оснований нет, даже если древние предки афидид были своим происхождением связаны с птерокомматинами. В настоящее время эта группа четко отграничена от афидид, а всем своим строением, обликом, образом жизни и местом обитания тяготеет к ляхнидам. Ее кормовые растения Salicaceae появились в истории Земли в раннем мелу, но намного раньше, чем дуб, береза и клен, с которыми связаны ляхниды, и, тем более, намного раньше, чем кормовые растения афидид, Rosaceae. Поэтому птерокомматины намного древнее ляхнид и, тем более, афидид, и намного примитивнее, чем последние.

Исходя из этого, можно предположить, что еще до сформирования в конце раннего мела современного семейства ляхнид с его подсемействами, во время смены на Земле флор и появления лиственных, близкородственная предкам ляхнид группа перешла на ивовые и здесь обосновались будущие птерокомматины. Они претерпели в дальнейшем, по-видимому, в связи с особенностями ивовых, серьезные эволюционные преобразования, значительно отделившие их от родственных ляхнид. Характерно, что, видимо, не случайно последние на ивовых не живут*. В связи со всем выше сказанным, следуя весьма существенному замечанию Родендорфа о том, что филогенез и система не всегда адекватны, птерокомматин в ранге отдельного семейства следует выделить из семейства Aphididae, даже, если происхождение последних и связано с этой группой, что

* Если не считать *Stomaphis longirostris* F., возможно заселившего иву вторично, и перешедшего на ивы в качестве вторичного хозяина *Tuberolachnus salignus* Gmel., в настоящее время неполноциклого, первичный хозяин которого должен быть еще древнее, и в настоящее время не известен.

допустимо. "В случае возникновения в филогенезе каких-либо прогрессивных или специальных черт организации, данная группа животных резко обособляется от предковой и становится представителем совсем иной, новой систематической единицы, то есть нового таксона более высокого ранга. Эта форма вместе со своим предком остается филогенетически единой и в то же время систематически резко обособленной от него" (Родендорф, 1961, с. 42).

В статье Г. Х. Шапошникова, В. Г. Кузнецовой и А. В. Стекольщикова (1998) в схеме филогении Aphididae, между прочим, указано, что хотя у Aphidini и Pterocommatinae кариотип 2n=8, их кариотипы отличаются по структуре. Это же подтвердила в письме автору настоящей статьи В. Г. Кузнецова: "Что касается Pterocommatinae, то по моим данным, их надо конечно, выделить в отдельное семейство. У птерокомм 2n=8 или кариотипы с многочисленными мелкими хромосомами (кроме половых хромосом, которые остаются нефрагментированы, в то время как автосомы явно деляться на части в эволюции). Такая структура кариотипа с 8 хромосомами явно не встречается у Aphididae. Так что Pterocommatinae (-dae) — это что-то явно совсем отдельное" (письмо от 04.03.99).

Выделение птерокомматин в отдельное семейство птерокомматид соответствует последней системе Мордвилко (1948), за исключением того, что все нынешние семейства тлей по сравнению с системой Мордвилко, подняты на ранг выше, а птерокомматиды сближены не с семейством Chaitophoridae (у Мордвилко — подсемейство), а с ляхнидами (Lachnidae).

*Биологический* энциклопедический словарь / Под ред. Гилярова М. С. — М. : Сов. Энциклопедия, 1986. — 492 с.

*Давлетшина А. Г.* Тли рода Aphis L. фауны Узбекистана. — Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1964. — 135 с.

*Дмитриев Г. В.* Основы защиты зеленых насаждений от вредных членистоногих. — Киев, 1969. — С. 112–118.

*Драган Г. И.* Некоторые особенности сезонного развития кавказского елово-пихтового хермеса Dreyfusia nordmanniana (Homoptera, Adelgidae) В Центральном ботаническом саду НАН Украины // Вестн. зоологии — 1999. —№ 6. — С.

*Ерлыкова Н. Н.* Экспериментальный анализ особенностей и изменчивости фотопериодической реакции гороховой тли Acyrthosiphon pisum Harris (Homoptera, Aphididae) : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — С.-Пб., 1999. — 22 с.

*Жерихин В. В.* Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов. — М. : Наука, 1978. — 198 с. — (Тр. ПИН АН СССР; Т. 165).

*Мамонтова В. А.* Тли вредители сельскохозяйственных культур правобережной лесостепи УССР. — Киев: Изд-во АН УССР, 1953. — 72 с.

*Мамонтова В. А.* Дендрофильные тли Украины. — Киев: Изд-во АН УССР, 1955. — 89 с.

*Мамонтова В. А.* Эволюция, филогенез, система тлей семейства ляхнид (Aphidinea, Lachnidae). Сообщение 1 и 2 // Вестн. зоологии — 1980. — № 1; 3. — С. 3–12; С. 25–35.

*Мордвилко А. К.* К биологии и морфологии тлей. Ч. 2 // Тр. РЭО. — С. — Пб., 1901. — Т. 33 — 947 с.

*Мордвилко А. К.* Эволюция циклов и происхождение гетереций (миграций) у тлей // Защита растений. — 1925. — № 2. — С. 486–505.

*Мордвилко А. К.* Подотряд тли // Определитель насекомых Европейской части СССР. — М. : Сельхозгиз, 1948. — С. 191–205.

*Пащенко Н. Ф.* Тли рода Periphyllus van der Hoeven, 1863 (Homoptera, Aphidinea) Дальнего Востока. I // Энтомол. обозрение. — 1987. — **66**, 1. — С. 105–119.

*Пащенко Н. Ф.* Тли рода Periphyllus van der Hoeven, 1863 (Homoptera, Aphididea) Дальнего Востока. II // Энтомол. обозрение. — 1988. — **67**, 2. — С. 318–322.

*Расницын А. П.* Проблема глобального кризиса наземных биоценозов в середине мелового периода // Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. — М. : Наука, 1988. — С. 191–207.

*Родендорф Б. Б.* Основы систематики и филогении насекомых // Палеазойские насекомые Кузнецкого бассейна. — 1961. — С. 41–53. — (Тр. ПИН АН СССР; Т. 85.).

*Северцов А. Н.* Морфологические закономерности эволюции. — М. : Изд-во АН СССР, 1949. — Т. 5. — 518 с.

*Шапошников Г. Х.* Дендрофильные тли степной и пустынной зон Приуралья // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1952. - **11**. — С. 92–109.

*Шапошников Г. Х.* Филогенетическое обоснование системы короткохвостых тлей (Anuraphidina) с учетом их связей с растениями // Тр. Зоол. ин-та. АН СССР, 1956. — **23**. — С. 215–320.
*Шапошников Г. Х.* Подотряд Aphidinea — тли // Определитель насекомых Европейской части СССР. — М. ; Л. : Наука, 1964. — Т. 1. — С. 489–616.
*Шапошников Г. Х.* Эволюция тлей в связи со специализацией и сменой хозяев: Автореф... докт. биол. наук. — Л. : 1967. — 41 с.
*Шапошников Г. Х.* Паразитическая специализация и филогения тлей // Пробл. зоологии. — Л. Наука, 1976. — С. 87–89.
*Aoki S.* A new species of Colophina (Homoptera, Aphidinea) with soldiers // Kontyu. — 1977. — **45**. — P. 563–570.
*Aoki S.* Life cycles of two Colophinaphids (Homoptera: Pemphigidae) producing soldiers // Kontyu. — 1980. — **48**. — P. 464–476.
*Eastop V. F., Lambers D. H. R.* Survey of the world's Aphids. — The Hague: Junc, 1976. — 573 p.
*Heie O. E. A, Friedrich W. L.* Fossil specimen of the North American Hickory Aphid // Entomol. Scandinavica. — 1971. — **2**. — P. 74–80.
*Hille Ris Lambers D.* Polymorphism in Aphididae // Ann. Rev. Entom. — 1966. — **11**. — P. 47–78.
*Kaltenbach I. H.* Monographie der Familien der Pflanzenlдusen // Aachen. — 1843. — **1**. — 223 s.
*Koch W.* Die Pflanzenlдuse Aphiden // Nьrenberg. — 1857. — 334 s.
*Krzywiec D.* Morphology and biology of Mimeuria ulmiphila (Del Guerio) (Homoptera, Aphidina) // Bul. Soc. Amis. Scien. Et Lettres. Ser. D. — Poznan, 1962. — Liv. 3. — P. 63–97.
*Miyazaki M.* Forms and Morphs of Aphids // Aphids Their Biology, Natural Enemies and Control. — Elsevier : Minks, Harrewijn, 1987. — Vol. 2. — P. 27–49. — World Crop Pest.
*Mordvilko A. K.* On the evolution of Aphids // Arch. Naturgeschichte. — 1934. — **1**. — C. 1–60.
*Shaposhnikov G., Kuznetsova V, Stekolshchikov A.* Evolytionary tendencies and system of Aphididae // Aphids in natural and managed ecosystems. — Universidad de Leon, 1998. — P. 481–487.
*Simpson Y. Y.* The major features of evolution // New York : Columb. Univ. Press., 1961 — 134 p.
*Wengierek P., Mamontova V. A.* A new fossil species of the genus Stomaphis Walk. ( Aphidinea, lachnidae) // Ann. Upper Silesian Mus., Entomol., 1993. — Suppl. 1. — P. 37 — 50.